MYCOLOGIE TRADITIONNELLE ET NOUVELLES TECHNOLOGIES: QUELLE TAXONOMIE POUR DEMAIN?

Régis COURTECUISSE

Département de Botanique Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques. B.P. 83 F. 59006 Lille Cedex

RÉSUMÉ - L'auteur dégage les tendances actuelles de la recherche mycologique, en taxonomie, systématique et phylogénie. Les techniques "traditionnelles" semblent en nette régression par rapport aux méthodes dérivées de la biologie moléculaire, dont l'apport est certes indéniable mais dont les limites sont encore assez mal cernées. D'autre part, l'état actuel des connaissances taxonomiques du règne fongique est encore très rudimentaire et le contexte écologique est très inquiétant. De ce fait, il est nécessaire d'accélérer les études descriptives sur le terrain avant que les espèces encore inconnues ne soient définitivement perdues, spécialement en milieu tropical. L'argument purement scientifique de connaissance de la biodiversité peut être complété par plusieurs exemples d'applications (protection des espèces et des écosystèmes qui passe par une connaissance fonctionnelle, mais aussi taxonomique; utilisation des champignons en tant qu'alliés dans différents domaines: bio-indication, pharmacologie, lutte biologique, bio-technologies, etc.). La nécessité vitale d'une collaboration équilibrée entre tendances "traditionnelles" et "modernes" de la mycologie est mise en évidence.

SUMMARY - The author considers the present trends in mycological research, especially dealing with taxonomy, systematics and phylogeny. "Traditional" methods seem clearly regressing if compared with molecular methodologies, which contribution is undeniable but which limits are still rather poorly known. On the other hand, the present taxonomical knowledge of the fungal kingdom is very weak and the ecological context very disquieting. Therefore, it is necessary to develop descriptive studies in the field, before the unknown species become vanished, especially in The Tropics. The purely scientifical argument concerning the basic knowledge of biodiversity can be strengthened with some applied examples (conservation of species and ecosystems bound to a functional but also taxonomical knowledge; uses of fungi as allies in different topics -bio-indication, pharmacology, biological control, bio-technologies, etc.). The necessity for a balanced co-operation between "traditional" and "modern" trends of mycology is strongly emphasized.

KEY-WORDS - Mycology, macromorphology, micromorphology, ultrastructure, chemotaxonomy, biological species, molecular taxonomy, systematics, phylogeny.

INTRODUCTION

Cette réflexion sur les tendances actuelles de la recherche en biologie, principalement dans les domaines taxonomique et systématique, ne prétend pas révéler de problèmes inédits. Il s'agit surtout d'attirer à nouveau l'attention de la communauté scientifique sur un danger qui la menace de plus en plus gravement (en effet, l'argumentaire mycologique, dû à ma propre spécialité, pourrait être étendu à toutes les disciplines de la botanique, de la zoologie et de la microbiologie au sens large). D'autres avant moi ont tiré la même sonnette d'alarme. Il s'agit bien en effet de s'alarmer de la disparition progressive de la taxonomie descriptive face à ce que j'appellerai le "razde-marée moléculaire". Loin de moi, bien sûr, l'idée stupide de renier l'intérêt considérable des résultats apportés par ces techniques. Il s'agira plutôt d'un plaidoyer en faveur du maintien d'un équilibre judicieux entre les tendances traditionnelles et modernes de la mycologie.

LES DIFFÉRENTES DISCIPLINES DE LA MYCOLOGIE. APERÇU HISTORIQUE:

Les premiers mycologues étaient, vers la fin du 18ème et au début du 19ème siècle, des naturalistes polyvalents, essentiellement descripteurs. L'état des connaissances et des techniques de l'époque leur donnait seulement accès aux caractères morphologiques, visibles directement, ce qui les a conduit à ranger ensemble des champignons totalement étrangers. Par exemple, les actuels *Gasteromycetideae* et les Myxomycètes, étaient réunis sous le nom de *Myxogastres*, sur la base de la forme plus ou moins sphérique de beaucoup de ces espèces. Le grand genre *Boletus* concernait toutes les espèces présentant une surface fertile ouverte à l'extérieur par des pores (actuels bolets et polypores, ces deux termes dans leur sens morphologique encore très large).

Le développement de la microscopie a permis la découverte des différents types de cellules reproductrices et de distinguer plus ou moins clairement les grands groupes actuels, par exemple, les Asco- des Basidiomycètes. En effet, certains types morphologiques communs aux deux coupures -comme le type clavarioïde rencontré chez certains Xylaria, les Geoglossum (Asco) et les "clavaires" (Basidio)- procuraient des sources d'erreur de classement.

La structure anatomique des différentes parties des sporophores a également donné lieu à des éclaicissements décisifs. Le suisse Vincent Fayod, par exemple, a mis en évidence l'intérêt des structures des revêtements chez les champignons agaricoïdes. Certains taxons actuels sont en partie définis de cette façon, comme les *Bolbitiaceae* (Cortinariales), à revêtement piléique hyméniforme.

Des systèmes de classification se basant sur l'observation microscopique détaillée, en fonction des moyens de l'époque, furent proposés dès la fin du 19ème siècle, par exemple, pour les *Basidiomycotina*, par Fayod (1889) et Patouillard (1887, 1900). Certains points de ces classifications historiques sont d'ailleurs encore admis actuellement.

La curiosité des anciens mycologues, tout en continuant à susciter la description de nouvelles espèces (domaine de la taxonomie), s'est ensuite rapidement orientée vers

la compréhension du fonctionnement de l'organisme fongique (biologie). L'établissement d'un système de classification (systématique) et d'un schéma théorique de filiation des différents groupes reconnus (phylogénie) bénéficièrent également de l'intégration progressive des nouvelles données biologiques et d'une sophistication croissante des techniques

Je limiterai donc ce propos à ces quelques domaines précis, laissant de côté d'autres disciplines comme la mycologie médicale, la physiologie et l'éco-physiologie, l'écologie et la synécologie (étude des communautés fongiques, biologie des populations, etc.), la phytopathologie, le domaine des mycorhizes, et bien d'autres.

MYCOLOGIE TAXONOMIQUE, SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGÉNIQUE:

Introduction

Le stimulus qui m'a poussé à cette réflexion est une impression empirique, ressentie au dernier congrès mondial de Vancouver (IMC5). Sans vouloir en faire une analyse statistique précise, j'ai été fortement impressionné par le fait que les communications "moléculaires" ont largement dominé les différents séminaires et séances de posters, phénomène particulièrement frappant pour quelqu'un qui avait également participé au précédent congrès mondial, à Regensburg en 1990 (IMC4). Cet intervalle de 4 années a été suffisant pour que le rythme de production des "moléculaires" (si l'on veut bien me permettre ce raccourci) s'emballe littéralement, évidence dont l'ampleur peut être sous-estimée si l'on se contente de feuilleter, au laboratoire, la littérature purement mycologique. En effet, beaucoup de travaux de ce type sont publiés dans des périodiques traitant de microbiologie, de génétique, de biologie moléculaire, de biochimie, etc. (voir bibliographie).

En tant que mycologue "de terrain", je ne peux rester insensible à cet état de fait: nous assistons, à mon sens, à un dérapage non contrôlé des tendances de la recherche, privilégiant de nouvelles technologies, certes flamboyantes, mais au détriment d'une tradition, dont les acquis se sont tranquillement accumulés depuis les origines de la mycologie et surtout, dont les potentialités sont encore considérables.

Mycologie traditionnelle:

Taxonomie "classique"

Je regroupe ici toutes les études descriptives considérant les caractères de terrain (macroscopie, écologie, chorologie, etc.) et les caractères de laboratoire d'observation morphologique (microscopie optique et à balayage -SEM) ou nécessitant des manipulations relativement simples (cultures, etc.).

D'abord purement morphologiques, ces travaux ont abouti à une foule d'études descriptives et à de grandes monographies classiques. Parmi les plus récentes, citons Antonin & Noordeloos (1993), Brandrud et al. (1990, 1992, 1994), Hansen & Knudsen (1992), Maas Geesteranus (1992), Noordeloos (1992), Pegler et al. (1993), Ryvarden & Gilbertson (1993, 1994), Watling & Gregory (1993), etc.

Des investigations de plus en plus fines ont permis d'intégrer de nouveaux caractères à ces études taxonomiques. Néanmoins, la morphologie reste importante dans les études récentes, même pour certains champignons "inférieurs" ou *Ascomycotina* (Benny, 1994; Hanlin, 1994; Pitt, 1994; Samson, 1994; Seifert & Okada, 1990; etc.).

L'étude détaillée, morphologique ou fonctionnelle, des cellules a également été déterminante dans certains groupes (Buyck, 1990; Kost, 1990; Oberwinkler, 1982; Pöder, 1990; Triebel & Baral, 1993; VanBrummelen, 1994; etc.). Par exemple, Baral (1992, 1993) réhabilite la microscopie "vitale" et démontre que l'observation minutieuse du contenu des cellules vivantes peut jouer un rôle taxonomique non négligeable. Petrini & Petrini (1990) d'autre part, distinguent deux espèces très proches de Rosellinia par l'étude détaillée des tailles sporales.

L'étude des structures se montre également fructueuse, par exemple chez les *Basidiomycotina*, avec les considérations sur le "mitisme" (monomitisme, dimitisme, trimitisme), le sarcodimitisme (Redhead, 1987), la présence d'acrophysalides (Bas, 1990).

Les mécanismes ontogéniques ont également aidé les systématiciens (Reijnders, 1963, 1990; Reijnders & Stalpers, 1992).

L'intégration de toutes ces considérations taxonomiques aboutit à des travaux d'ordre systématique, voire phylogénique (par exemple, Halling, 1994; Hiratsuka, 1990; Krug, 1994; Laessoe, 1990; Letrouit et al., 1993; Moravec, 1990; Moss & Jones, 1993; Pegler, 1994; Schumacher, 1990a; Senn-Irlet, 1990; etc.) ou inventorial, c'est à dire visant à évaluer la biodiversité de certains secteurs géographiques ou de certains milieux (Courtecuisse, 1990, 1992; Franco-Molano, 1994; Heredia et al., 1994; Huhndorf, 1994; Iturriaga, 1994; McKenzie & Hyde, 1994; Mueller, 1994; Ovrebo, 1994a, 1994b; Ryvarden, 1994a; VanderGucht, 1990, 1994; Wu & Mueller, 1994; Zhuang & Korf, 1990; etc.).

Cette mycologie "classique" appelle quelques remarques générales:

- a) Ce domaine est riche en travaux de mycologues amateurs. C'est un fait historique: des noms illustres de la mycologie sont ceux de pharmaciens, médecins, ecclésiastiques, etc. Cette tendance est toujours vivace et des revues d'excellent niveau, parfois de diffusion internationale, sont animées par des mycologues non professionnels (par exemple Documents Mycologiques, Rivista di Micologia, Zeitschrift für Mykologie, etc.). Leur contenu reste largement descriptif et proche de l'esprit de la mycologie "de terrain". De ce fait, les mycologues "de terrain", acteurs indispensables des étapes fondamentales de la mycologie, ne percoivent pas toujours nettement l'évolution actuelle de leur discipline.
- b) Des concepts taxonomiques diamétralement opposés existent. La notion d'espèce fait depuis toujours l'objet d'un débat passionné. Certains adoptent un concept spécifique très large, synonymisant de nombreux binômes alors que d'autres préfèrent une définition très étroite de l'espèce, créant de nouveaux taxons à un rythme parfois inquiétant. Les "conflits" entre auteurs appartenant à des "écoles" opposées sont parfois épiques et illustrent ce propos. Face à ces difficultés et à cette hétérogénéité, il est permis de rêver à un compromis universel, enfin admis par tous.
- c) Il est évident que les moyens d'investigations classiques connaissent des limites. Certains groupes restent extrèmement difficiles avec ces seuls moyens. C'est le

cas, entre autres, des Endogonaceae, où la classification est basée essentiellement sur les caractères des spores, peu nombreux (Dalpé, 1994), de certains Coelomycetes (Van der Aa et al., 1990), des Ganoderma (Ryvarden, 1994b), etc. D'autre part, on a pu mettre en doute (Huhtinen, 1993) la pertinence des observations de certains mycologues, ou au moins souligner l'hétérogénéité de niveau des publications, rendant difficile l'exploitation des données de la littérature. La faiblesse des illustrations est parfois également préjudiciable à l'interprétation de travaux par ailleurs très importants.

Sexualité. Espèces biologiques:

Les cultures, au delà de leur rôle taxonomique immédiat (aspect, vitesse de croissance, réactions aux variations de conditions, etc.), ont permis d'étudier les polarités, dites "sexuelles", des champignons. Depuis les pionniers (Bensaude, 1918 et Vandendries, 1923), de nombreux chercheurs ont développé ce thème et on a proposé une définition "biologique" de l'espèce qui postule, grosso modo, que des récoltes "incompatibles" ne peuvent être conspécifiques alors que des souches "intercompatibles" appartiennent à une seule et même espèce.

En ce qui concerne les Basidiomycotina, ce concept d'espèce biologique a été largement utilisé pour les Phragmobasidiomycètes et les Aphyllophoromycetideae (Boidin, 1977, 1986, 1995; Boidin & Lanquetin, 1965, etc.) et certains Agaricomycetideae comme les Coprinus (Lange, 1952, Kemp, 1975, etc.), les Armillaria (par exemple, Korhonen, 1978, Volk et al., 1994) et plus récemment beaucoup d'autres genres (Petersen, 1994a, 1994b, etc.).

Ces travaux et les connaissances qui en découlent, ont permis de résoudre certains problèmes taxonomiques et systématiques. Par exemple, la comparaison de récoltes éloignées (allopatriques) attribuées à un même taxon ont permis de confirmer ou d'infirmer, selon ce principe, leur conspécificité.

Mais cette définition biologique, apparemment universelle, se heurte pourtant à certains écueils, dont le principal est certainement le fait que les spores de peu d'espèces acceptent de germer en culture. Les mycéliums nécessaires à la confrontation ne sont pas toujours obtenus, limitant par là même la portée pratique de ce postulat.

Chimitaxonomie:

Les chimiotaxonomistes postulent que l'évolution a pu conserver, au fil des étapes phylogéniques, des "traceurs" chimiques de parenté. Partant de cette idée, on a tenté de rapprocher certaines espèces apparemment très dissemblables sur la base de la présence de molécules communes.

La nature chimique des molécules étudiées est très variée, de même que les techniques employées. Les progrès chromatographiques ont permis, entre autres, d'affiner ces études. Dans certains cas, l'association de méthodes taxonomiques diverses (par exemple morphologiques) et chimiques peut faciliter la détermination d'espèces appartenant à des groupes difficiles. Citons, parmi d'innombrables exemples potentiels, quelques références: Andary et al. (1988, 1990, 1992) pour les polyols et amino-acides des Boletales, Besl (1990) pour les métabolites secondaires du même groupe; Edwards (1994) pour des lactones, quinones et acides chez les *Xylaria*, Whalley & Edwards (1994) pour les métabolites secondaires des *Xylariaceae*; Kreisel & Schubert (1994) et

Kuraishi et al. (1985) pour les ubiquinones; Bérubé & Dessureault (1990), Gottlieb & al (1994), Hughes & Petersen (1994), Morrison et al. (1985), pour les iso-enzymes, etc.

Bien que très performante dans certains cas, cette discipline possède également des limites. J'en citerai deux exemples.

L'ordre des Boletales, caractérisé par la présence d'acides pulviniques ou intermédiaires métaboliques (tyrosine, atromentine, etc.), a fait l'objet d'élargissements à différents taxons lamellés (Paxillaceae, Gomphidiaceae en particulier), gastéroïdes (sécotioïdes comme les Rhizopogon, Chamonixia, etc.) ou encore corticioïdes (les Coniophora, que l'on interprète -Besl, 1990- comme étant proches de l'origine phylogénétique de l'ordre). La parenté des espèces lamellées est compréhensible, également sur la base d'autres caractères (structure, spores, etc.). Les formes sécotioïdes sont fréquemment affines à des taxons lamellés ou bolétoïdes (voir par exemple, Thiers, 1984). Mais la parenté d'espèces corticioïdes doit être considérée avec prudence si elle n'est avancée que sur un argumentaire chimique. On peut en effet trouver des cas manifestes de convergence chimique. Qui songerait, par exemple, à ranger dans une même série phylogénique Amanita phalloides, Lepiota helveola, Galerina marginata et Pholiotina filaris, pourtant toutes pourvues d'amanitines ?

D'autre part, la chimie est importante dans le genre Cortinarius (s.l.), réputé à juste titre très difficile. Les analyses pigmentaires ont amené certains chercheurs à synonymiser certaines espèces, jusque là distinguées macroscopiquement (voir Høiland, 1983). Est-il raisonnable de privilégier à ce point une technique chromatographique alors que nos sens perçoivent une différence et semblent, en l'occurence, supérieurs à la machine?

Stades imparfaits

Le cycle de vie de certains champignons voit alterner différentes phases, mitotiques ou asexuées (anamorphes) et méiotiques ou sexualisées (téléomorphes). Une des conséquence est que l'on tend à ne plus séparer aussi nettement, dans les classifications, les champignons "imparfaits" des champignons "supérieurs" (Reynolds, 1993). Les anamorphes sont d'autre part importants pour déterminer les affinités phylogéniques. Ces études concernent essentiellement les Ascomycotina (par exemple Crous & Wingfield, 1993 pour les genres Calonectria et Nectria, Lodha & Mathur, 1994 pour divers phytopathogènes et Rogers, 1990 pour les Xylaria) et les Basidiomycotina inférieurs (par exemple Bandoni, 1994 et Oberwinkler, 1987 en ce qui concerne les Hétérobasidiomycètes dimorphiques à stade levure). Elles peuvent, dans certains cas et souvent associées à des techniques moléculaires, préciser l'attribution systématique d'espèces problématiques (par exemple, Ando et al., 1994, qui transfèrent Mixia osmundae des Asco- aux Basidiomycètes).

Mais les phases mitotiques se rencontrent essentiellement chez des champignons relativement "inférieurs" et sont très rares chez les Homobasidiomycètes. Encore assez répandues chez les Aphyllophoromycetideae, elles deviennent exceptionnelles chez les Agaricomycetideae. De ce fait, la portée de l'étude des stades imparfaits, bien que très importante pour les groupes concernés, ne saurait être générale.

Ultrastructure

Le microscope électronique à transmission (TEM) permet de mettre en évidence l'ultrastructure des cellules, des organites et l'arrangement macromoléculaire des structures. Depuis Girbardt (1958), pionnier en la matière, on a beaucoup étudié la structure des parois (hyphes, spores, etc., voir par exemple Bellemère & Melendez-Howell, 1993; Clémençon, 1970; Perreau, 1967; Verkley, 1993, etc.). On s'est ensuite tourné vers les perforations inter-cellulaires, caractéristiques selon le groupe considéré. Ces techniques ont permis, parfois en association avec d'autres, de rectifier des attributions systématiques de taxons problèmatiques (Ando et al., 1994) et de réviser certains points de la classification ou des parentés phylogéniques. Certains travaux sont importants dans ce domaine: Khan & Kimbrough (1982), Kimbrough (1990, 1993), Moore (1971, 1978, 1994), Moore & McAlear (1962), Oberwinkler (1990), Patton & Marchant (1978), Thielke (1972), etc.

Des améliorations techniques laissent espérer ici de nouveaux développements (Müller et al., 1994).

Mycologie moléculaire, informatique et hypothèses alternatives:

Biologie moléculaire:

La découverte des acides nucléiques remonte à 1868 (Mischler), celle de la double hélice du DNA à 1953 (Watson & Crick). Dérivant de ces découvertes, la biologie moléculaire, qui vise à expliquer tous les phénomènes biologiques à l'échelle des molécules, a révolutionné la plupart des branches de la biologie. On assiste, depuis quelques années, à un développement vertigineux des travaux de cet ordre dans les domaines qui nous intéressent, taxonomie, systématique et phylogénie.

Ses principes et techniques sont actuellement bien connus (voir deLey et al., 1970, White et al. 1990) et il existe des travaux de synthèse sur leurs applications dans le domaine de la mycologie (par exemple, Bruns et al., 1991; Metzenberg, 1991).

A l'aide de différentes techniques, il s'agit de déterminer la composition et les séquences nucléotidique des DNA et RNA. Ces acides nucléiques peuvent être d'origines diverses, essentiellement ribosomique (nombreux travaux), nucléaire (voir Bruns et al., 1992) ou mitochondrial (voir Bruns et al., 1988; Bruns & Palmer, 1989; Hibbett, 1992;535; Taylor, 1986).

Divers fragments d'acides nucléiques sont employés: On a d'abord utilisé le 5S rRNA (par exemple, Huysmans et al., 1983, qui montrent le caractère polyphylétique du règne fongique; Walker & Doolittle, 1982 qui établissent la corrélation entre des séquences similaires et la présence d'un "dolipore septum"; etc.). Ce RNA est actuellement abandonné pour les reconstructions phylogéniques (Hibbet, 1992;542). Les 18S et 25S rRNA l'ont ensuite remplacé (voir par exemple, Baharacen & Vishniac, 1984 pour le 25S et pour le 18S, Berbee & Taylor, 1992, 1993; Gargas, 1992; Saenz et al., 1994, qui établissent que les Erysiphales ne sont ni des Pyrénomycètes, ni des Plectomycètes, classes entre lesquelles on hésitait pour ranger ces champignons!). On utilise également le 17S rRNA, pour étudier les relations entre les grands groupes d'organismes vivants (des exemples de travaux concernant les micromycètes sont donnés par Hibbett, 1992:543 et Hendricks et al., 1991. Pour les Basidiomycètes supérieurs, voir Bruns et

al., 1989; Bruns et al., 1990 pour les Boletales et Hibbett, 1991 pour le genre Lentinus) et parfois le 16S rRNA ou le 5.8S rRNA. Le DNA fait également l'objet de séquençage. Voir par exemple Hibbett & Vilgalys (1991) et Vilgalys & Hester (1990).

Les méthodes de choix pour déterminer ces séquences nucléotidiques sont basées sur l'utilisation des enzymes de restriction (surtout RFLP, restriction fragment length polymorphism). Le DNA est digéré par ces enzymes et les profils électrophorétiques des fragments sont utilisés pour étudier le degré de relation entre espèces étudiées. Les séquences sont également obtenues, en routine, par PCR (Polymerase Chain Reaction, voir Innis et al., 1990). Un des nombreux intérêts de cette méthode est d'être applicable aux spécimens d'herbier (Bruns et al., 1990), aux spores isolées (Lee & Taylor, 1990) et même aux espèces éteintes, voire aux fossiles (Golenberg et al., 1990)! On peut en trouver une description et l'analyse des applications de ces techniques dans certains travaux (par exemple Bruns et al., 1991). Mais certains problèmes d'interprétation des résultats existent (voir Hibbett 1992:539).

De nombreux exemples de RFLP portent sur des Micromycète et les premières références traitent de Fungi Imperfecti ou de levures (Kozlowski & Stepien, 1982; McArthur & Clark-Walker, 1983). De très nombreuses publications concernent également les macromycètes, par exemple les Scleratinia (Kohn et al., 1988), Laccaria (Gardes et al., 1990), Agaricus (Castle et al., 1987). Agrocybe (Rehner & Ammirati, 1987), divers (Rogers et al., 1989), etc.

Des développements plus récents introduisent l'étude de nouveaux fragments nucléiques, plus informatifs sur le plan taxonomique (ITS: Internal Transcribed Spacer) ou de nouvelles techniques (par exemple dérivée de la PCR comme le RAPD: Random Amplified Polymorph DNA; voir par exemple Moens & Van Vaerenbergh, 1995).

Applications de la biologie moléculaire

a) En taxonomie:

Des techniques d'hybridation d'acides nucléiques (hybridation génomique) sont utiles pour démontrer la parenté proche ou la conspécificité d'espèces (voir par exemple Kurtzmann et al., 1979). Les aspects techniques sont détaillés par De Ley et al., 1970. Elles ont été utilisées sur les champignons filamenteux et autres champignons "inférieurs" (voir par exemple, Guého et al., 1985; Vilgalys, 1988) et sur les champignons supérieurs (par exemple, Horgen et al., 1984; Jahncke & Bahnweg, 1986).

Une aide très importante au diagnostic spécifique est également possible. Grâce aux méthodes de PCR, on peut se servir des acides nucléiques comme moyen de détermination, pour certains micromycètes, mais aussi pour les Basidiomycètes, en culture, sur des mycorhizes stériles, etc. Cette aide est particulièrement bien venue dans le cas de groupes très difficiles, lorsque les autres caractères disponibles sont trop peu nombreux. Citons quelques exemple pour les spores d'endomycorhizes (Cummings & Wood, 1989), les ectomycorhizes (Gardes et al., 1991), le stade levure de Basidiomycètes (Fell, 1994), les Armillaria (Anderson et al., 1987, 1989; Jahncke et al., 1987; Smith & Anderson, 1989), les Phellinus (Dreisbach & Hansen, 1994; Hansen et al., 1994), les Ganoderma (Hseu et al., 1994; Hseu & Wang, 1990), les Strophariaceae (Jahncke, 1984). Dans cet esprit, certains chercheurs associent des méthodes "classiques" et les techniques moléculaires pour affiner les résultats. Voir par exemple

Crous (1994) -pour les Cylindrocladium-, Khashnobish & Shearer (1994) -pour Leptosphaeria et Phaeosphaeria-, Liu et al. (1994) -pour Dermocybe.

b) En systématique et en phylogénie:

La comparaison des données séquentielles et de toutes les informations génomiques obtenues par les techniques évoquées ci-dessus permet d'établir les liens de parenté entre espèces ou les enchaînements phylogéniques.

Certains auteurs énoncent les implications théoriques de ces méthodes phylogéniques (Felsenstein, 1988; Mishler et al., 1988; Swofford & Olsen, 1990).

D'autres démontrent que certaines hypothèses phylogéniques admises sur la base des données de la mycologie "traditionnelle" ne résistent pas à une analyse moléculaire. C'est le cas, par exemple, de Kwok et al. (1986), qui établissent la non-parenté entre Laboulbéniales et algues rouges, hypothèse popularisée par Chadefaud et évoquée plus récemment, par exemple, par Demoulin (1975, 1985), Blackwell (1994) rappelle également les hypothèses phylogéniques, parfois plus que séculaires, récemment infirmées par les données moléculaires. D'autre part, la théorie de l'horloge moléculaire permet de dater les principaux événements survenus au cours des temps géologiques (voir par exemple, Berbee & Taylor, 1994).

A l'inverse, certains constatent l'identité des résultats phénotypiques et génotypiques, par exemple dans un groupe de *Penicillium* (Taylor & LoBuglio, 1994) ou entérinent les suppositions de mycologues morphologistes, par exemple dans les Boletales sécotioïdes et bolétoïdes: Baura et al., 1991 établissent la parenté phylogénique entre *Gastroboletus laricinus* (sécotioïde) et *Suillus grevillei* (bolétoïde); Bruns et al., 1989 font de même pour le couple *Rhizopogon* (gastéroïdes)/Suillus (bolétoïdes). D'autres exemples concernent par exemple le couple *Lentinus/Polyporaceae* (Hibbett & Vilgalys, 1991).

Citons encore quelques exemples assez généraux: Berbee & Taylor (1993a), Blackwell & Spatafora (1993), Blanz (1990b), Brygoo (1990), Eriksson (1994), Gargas et al. (1994), Kohn (1990), Reynolds & Taylor (1993), Rogers et al. (1990), Swann & Taylor (1994) et quelques cas plus précis pour les Hyphomycetes (Spatafora et al., 1994), Trichoderma (Mills & Muthumeenakshi, 1994), Fusarium (O'Donell, 1994), Penicillium (Choi et al., 1994; Peterson, 1994), Zygomycotina (O'Donell & Cigelnik, 1994), Entomophthorales (Nagahama et al., 1994), Glomales (Simon, 1994), dermatophytes (Leclerc et al., 1993), Erysiphales (Saenz et al., 1994a., 1994b), Morchella (Buscot, 1994), Clavicipitales/Hypocreales (Spatafora & Blackwell, 1993), Meliolales (Saen- & Taylor, 1994), Ophiostomatales (Spatafora & Blackwell, 1994; Viljoen et al., 1994), Heterobasidiomycètes (Blanz, 1990a), Exobasidium (Blanz & Döring, 1994), Polyporaceae (Goncalves et al., 1990; Hibbett, 1994), Ganoderma (Moncalvo et al., 1994a, 1994b), Cytidiella (Nakasone, 1994), Peniophora (Hallenberg et al., 1994), Boletales (Bruns & Szaro, 1990), Lentinus (Hibbett, 1990), Agaricales (Rehner et al., 1990), Collybia dryophila (Bulat & Alekhina, 1994), Agaricus bisporus (Bunyard et al., 1994), Coprinus (Hopple, 1990), etc.

Des travaux phylogéniques intègrent également les données de la mycologie traditionnelles et les résultats moléculaires. Voir par exemple Lutzoni & Vilgalys (1994), Tehler (1994).

Source: MNHN, Paris

Informatique

Les possibilités de gestion simultanée d'un grand nombre d'informations et l'apparente objectivité de l'ordinateur ont poussé les systématiciens à s'intéresser assez tôt à cet outil prometteur. Les méthodes d'analyse informatique se sont rapidement développées et l'étude de ce sujet nécessite de solides bases mathématiques. En effet, des notions fondamentales entrent en jeu, de même que toutes les subtilités de la statistique. D'abord utilisés à des fins taxonomiques (voir par exemple Jardine & Sibson, 1971; Sneath & Sokal, 1973), les ordinateurs ont ensuite participé à l'analyse de données très variées. De nouveaux concepts ont été appliqués à des fins systématiques et phylogéniques et de très nombreux travaux font actuellement appel à la cladistique (une revue consacrée à cette discipline a même été fondée en 1985: Cladistics), à la parsimonie, etc. Des logiciels récents sont destinés à des études purement phylogéniques (Felsenstein, 1991; Swofford, 1992).

Il est indéniable que l'informatique permet de surmonter certaines limites analytiques de nos propres possibilités humaines. Mais un des problèmes résiduels est lié au fait que c'est l'homme qui rentre ses données dans la machine, conférant un poids, une valeur relative à chaque caractère envisagé. Tous les théoriciens s'accordent sur cette difficulté, et les travaux consacrés à l'interprétation mathématique et statistique des résultats obtenus pas ces méthodes sont nombreux (voir Hibbett, 1992, qui donne de nombreuses références à ce sujet). Les principaux problèmes consistent à choisir les caractères utilisés (morphologiques, chimiques, moléculaires, etc.) et à leur conférer un poids relatif compatible avec un traitement statistique satisfaisant.

Quoiqu'il en soit, nombreux sont les mycologues utilisant l'analyse cladistique pour réviser leurs positions systématiques ou phylogéniques. Certains préconisent même cette analyse avant toute description de nouveaux taxons, au moins au rang supraspécifique (Parmasto, 1994). Parmi les monographies récentes, beaucoup présentent un chapitre "cladistique". Pour les travaux récents, surtout issus des derniers congrès mondiaux, citons Baroni (1990, 1994), Langer E. (1994), Langer G. (1994), Schumacher (1990b), Tehler (1993), Thrane (1994), Vilgalys (1986).

Limites de ces méthodes:

Comme les méthodes traditionnelles, les techniques moléculaires et informatiques appellent également des réserves. Elles sont encore récentes, surtout dans les domaines de la taxonomie, de la systématique et de la phylogénie et leurs limites sont encore incomplètement perçues.

Un des principaux écueils vient de la sensibilité croissante des méthodes utilisées. Les risques de contamination par du matériel nucléique étranger en sont accrus (voir par exemple Hillis & Huelsenbeck, 1992). De plus, les résultats acquis par les chercheurs ne sont pas facilement comparables avec ceux de leurs prédécesseurs, même récents, en raison des progrès extrèmement rapides des connaissances et des techniques (Hibbett, 1992:534, 538).

D'autre part, les techniques moléculaires utilisent généralement du matériel provenant de peu d'individus et traitent de peu d'espèces, tenant donc très peu compte des facteurs de variabilité intra-spécifique (voir par exemple, Hillis, 1987). Or il existe une certaine hétérogénéité intra-spécifique (mise en évidence par RFLP: voir par

exemple Cassidy et al., 1984; Gowan & Vilgalys, 1991; Loftus et al., 1988; Specht et al., 1984; Wu et al., 1983) et il faut savoir que le niveau de variation peut être différent d'un taxon à l'autre (Hibbett, 1992). Par exemple, Taylor et al. (1990) montrent que le niveau de variation entre espèces du genre Laccaria est comparable à celui que l'on peut évaluer entre les genres de Sordariaceae.

La connaissance des séquences nucléotidiques ne semble donc pas constituer la "pierre de Rosette" de la mycologie (Rotschild et al., 1986; voir aussi Donoghue & Sanderson, 1991; Smith, 1989), comme on l'a peut-être trop vite cru.

Des phénomènes de convergence séquentielle peuvent également exister, comme dans toute étude comparative (Brygoo, 1993). D'autres écueils potentiels, plus techniques, sont encore exposés par Hibbett (1992:543, sqq.).

De plus, j'ai évoqué plus haut les dangers d'une analyse informatique basée sur des données partielles, ou pire, partiales.

Quelques techniques alternatives:

Ce tour d'horizon des méthodes disponibles dans le domaine de la mycologie n'a pas la prétention d'être exhaustif. Mais je ne le terminerai pas sans évoquer deux aspects de ces alternatives.

L'une concerne les concepts. L'imagination et la pertinence de certains scientifiques tendent à renouveler les idées classiquement admises. Par exemple, le débat traditionnel sur le concept d'espèce s'enrichit périodiquement de nouvelles idées. Aux concepts phénétique, biologique, écologique, phylogénique, global pré-éxistants, Frisvad (1994) ajoute le concept "phylogénético-écologique".

L'autre concerne des techniques non encore évoquées ci-dessus. A titre d'exemple, je citerai l'utilisation de la fluorescence en microscopie qui peut se révéler très prometteuse (voir par exemple Minter, 1990; Romero & Carmaran, 1990) et de l'immunologie, dont les applications taxonomiques, systématiques et phylogéniques sont également importantes (voir par exemple, Lung et al., 1985; Novak & Kohn, 1990; Ping et al., 1994).

CONCLUSION

Le but de toutes ces études est de comprendre l'organisation des êtres vivants, en l'occurence ici du règne fongique. En résumant, il s'agit de décrire les espèces existantes (toutes, si possible), de les ranger dans une classification (aussi naturelle que possible) et de retracer (aussi fidèlement que possible) l'histoire de l'évolution et des enchaînements des groupes les uns avec les autres au cours des temps géologiques.

Si les différentes méthodes énumérées présentent toutes des limites ou des inconvénients, toutes peuvent apporter des éléments de solution, replacer des pièces du puzzle gigantesque que nous rêvons de reconstituer un jour.

Dans le domaine de la phylogénie, le séquençage semble être particulièrement utile. Mais il est souhaitable d'aboutir à un consensus technique (Adams, 1972), visant à établir des hypothèses indépendantes par des méthodes moléculaires et non-moléculaires puis établir une hypothèse unique. Mais il est alors difficile de trouver l'équilibre

dans la pondération entre caractères moléculaires et non-moléculaires, qui n'ont pas forcément la même signification phylogénique. La solution à ce débat mathématique serait de comparer les études indépendantes (moléculaires et traditionnelles) et combinées. On trouve pour le moment peu d'exemples de ce consensus "idéal" (voir Hibbett, 1991; Tehler, 1988).

Quoiqu'il en soit, la nécessité de comparer les résultats de plusieurs méthodes, clamée par les biologistes moléculaires eux-mêmes, justifie la poursuite des travaux de mycologie traditionnelle.

Mais il y a bien plus!

Le contexte écologique actuel est particulièrement dramatique, chacun le sait. La déforestation fait rage dans les pays tropicaux et les pays "développés" voient fleurir les listes rouges d'espèces menacées, signe de l'inquiétude grandissante et justifiée des naturalistes. Certains évaluent à plusieurs dizaines le nombre d'espèces vivantes qui s'éteignent chaque jour. Et comme le clame un slogan américain: "Extinction is forever".

Qu'y perdons-nous en réalité ? J'y vois essentiellement trois points:

1- L'homme a la possibilité intellectuelle, sinon le devoir moral, d'inventorier les espèces qui peuplent notre planète. Or, certaines évaluations postulent que moins de 5% des espèces de micro-organismes (les champignons étant inclus dans cette catégorie) sont connues (Colwell & Hawksworth, 1991).

Face à cette double réalité (perte effrénée d'espèces et lacunes immenses dans notre connaissance), il est clair que la priorité absolue est la suivante: le monde de la biologie doit s'efforcer de récolter, récolter et encore récolter, décrire, décrire et encore décrire, photographier, dessiner, mettre en culture, mettre en herbier la plus grande quantité de matériel possible tant qu'il en est encore temps. Cette urgence, réelle dans les pays tempérés, est extrèmement pressante dans les pays tropicaux où les connaissances sont moindres et où les dégradations de l'environnement sont encore plus importantes.

Cela relève typiquement du domaine de la taxonomie traditionnelle. Cette préoccupation existe dans beaucoup de pays, mais elle est trop peu encouragée, trop peu financée officiellement. Certes, des programmes spécifiques sont en cours dans plusieurs pays (voir par exemple Courtecuisse, 1991 pour la France), mais beaucoup sont encore dépourvus de véritable volonté de recherche dans ce domaine et ce type de programme reste souvent peu "aidé".

Faute d'encourager et de réaliser de toute urgence ces travaux de taxonomie descriptive, nous perdons, avec toutes ces pièces qui disparaissent, toute chance de comprendre un jour le puzzle de l'évolution (fongique, mais aussi de tous les êtres vivants). La biologie moléculaire s'engage donc dans une impasse si les programmes concertés de la recherche scientifique ne donnent pas les moyens aux naturalistes de poursuivre les inventaires, de compléter le puzzle, de renouveler le matériel qui sera ensuite utile aux biologistes.

2- On parle beaucoup de protection de la nature, de gestion et de restauration des milieux naturels. Mais peut-on protéger ce qu'on ne connaît pas ? Certes les travaux de mycologie fondamentale et appliquée apportent des données essentielles sur le fonctionnement écologique des milieux naturels. Mais ce fonctionnement ne concerne que

les espèces connues. Comment tenir compte de ce qu'on ignore ? Comment comprendre dans toute sa complexité un système dont on ne connaît qu'une petite partie ? Comment protéger et éventuellement restaurer un milieu encore si mystérieux ?

3- Enfin, d'un point de vue plus anthropocentrique, les êtres vivants qui nous entourent sont une source inépuisable de ressources, d'énergie, de thérapeutiques. Depuis la nuit des temps, les hommes emploient animaux, végétaux, champignons, pour se nourrir, se chauffer, se soigner, sans parler des aspects technologiques. L'ethnobotanique et l'ethnopharmacologie sont certes en plein renouveau. Il est temps, en effet, de retrouver ces usages traditionnels avant que la connaissance ne s'en éteigne et que les peuples qui les utilisent ne soient contaminés par notre civilisation et perdent contact avec leurs propres racines. Mais les taxonomistes sont toujours moins nombreux (dont toujours plus débordés !) et pour exploiter efficacement le matériel récolté par les ethnologues, il faut des déterminateurs.

La découverte de nouveaux médicaments naturels frappe l'esprit d'un public avide de santé et de confort. Mais les champignons peuvent également nous servit d'auxiliaires dans de nombreux domaines, lutte biologique, bio-indication (voir Denayer, 1994) ou encore biotechnologies (voir par exemple Dowd, 1992; Lemke, 1994, etc.; de nombreux exemples concernent l'industrie de la pâte à papier, les hémisynthèses chimiques, les bio-transformations et bio-conversions de molécules, la détoxification de l'environnement -par les hydrocarbures, les matières plastiques, etc.) et une foule d'autres domaines. Laisser s'éteindre tant de richesse et de potentialités relève de l'inconscience, voire du suicide à long terme.

La taxonomie traditionnelle et descritive peut donc fournir des pistes au adeptes de recherches biologiques plus approfondies et moléculaires. Les biologistes moléculaires eux-même clament cette nécessité. Citons par exemple Hopple & Vilgalys (1994): "The best hypothesis does have the added utility, however, in suggesting relationships which may be investigated with additional data or taxa in further studies." Le problème évoqué n'est pas lié aux chercheurs, mais aux grands axes des politiques de la recherche, aux options choisies à l'échelon des ministères et des grandes institutions. Les comportement des chercheurs suivent simplement et naturellement les modes politiques pour des raisons de financements.

Or, le "moléculaire" ne peut pas *remplacer* le "traditionnel". Les résultats des deux méthodes sont parfois identiques ou compatibles (voir Taylor & LoBuglio, 1993; Hibbett, 1994; etc.). Dans d'autres cas, ils s'opposent ou se complètent; ils excitent alors l'imagination des chercheurs et génèrent de nouvelles solutions aux problèmes posés.

Dans le domaine de la phylogénie qui est typique, nous disposons théoriquement de trois types d'outils: la paléontologie, les comparaisons anatomiques et morphologiques (anatomie comparée des zoologistes) et les données moléculaires. La mycologie est très pauvre en fossiles. Si les études descriptives classiques devaient s'éteindre un jour, l'avenir de la phylogénie serait entièrement livré aux spéculations moléculaires. A quelles hypothèses alternatives les biologistes opposeront-ils leurs conclusions si les systématiciens morphologistes étaient rangés au placard au titre de fossiles vivants ? Le temps n'est pas encore venu de tout miser sur le moléculaire.

Pourtant, il n'existe plus actuellement, en France au moins (la situation est malheureusement comparable dans de nombreux pays), de structure d'enseignement de

la taxonomie classique ni des méthodes de travail dans ce domaine. Or, un déterminateur ne monteur ne forme pas aussi rapidement qu'un biologiste ou qu'un informaticien. Cela met en jeu trop d'expérience, trop de "vécu", trop d'impalpable, aspects peut-être subjectifs donc criticables, mais tellement efficaces face à une récolte problématique!

Si la mycologie traditionnelle s'éteint, qui fournira aux biologistes moléculaires de nouvelles espèces à étudier ? Qui déterminera le matériel dont on voudra séquencer les nucléotides ? (voir Singer, 1994). Qui sera capable de gérer et de valoriser, sur le plan taxonomique entre autres, les collections historiques ? A-t-on le droit d'hypothéquer ainsi le travail de tous nos grands prédécesseurs ?

Les amateurs, bien sûr, peuvent jouer un rôle, le niveau scientifique de certains étant très élevé. Mais les scientifiques ont besoin d'explorer la biodiversité à l'échelle mondiale et, encore une fois, d'étudier de toute urgence les milieux tropicaux. Le besoin de taxonomistes professionnels reste une nécessité.

Que l'essor des nouvelles technologies joue le rôle de catalyseur et fasse prendre conscience à tous les mycologues du très haut niveau scientifique où s'est hissée leur science et les stimule serait très positif. Que cet essor contribue à phagocyter les disciplines traditionnelles et à anéantir les immenses possibilités qu'elles offrent encore serait dramatique pour nous tous.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS E., 1972 Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. Syst. Zool. 21: 390-397.
- ANDARY C., BOURRIER M.J. & HAUPERT R., 1988 Rôle des polyofs et des acides aminés dans la différenciation des bolets. *Cryptogonie*. *Mycologie* 9 (3): 277-288.
- ANDARY C., COSSON L., HAUPERT R. & BOURRIER M.J., 1990 Screening of polyols and amino acids in the chemotaxonomy of *Boletus*. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 5.
- ANDARY C., COSSON L., BOURRIER M.J., WYLDE R. & HEITZ A., 1992 Chimiotaxinomie des bolets de la section *Luridi*. *Cryptogamie*, *Mycologie* 13 (2): 103-114.
- ANDERSON J.W., PETSCHE D. & SMITH M., 1987 Restriction fragment polymorphisms in biological species of *Armillaria mellea*, *Mycologia* 79: 69-76.
- ANDERSON J.W., BAILEY S. & PUKKILA P., 1989 Variation in ribosomal DNA among biological species of *Armillaria*, a genus of root-infecting fungi. *Evolution* 43: 1652-1662.
- ANDO K., NISHIDA H. & SUGIYAMA J., 1994 Mixia osmundae is not a member of Ascomycetes. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 5.
- ANTONIN V. & NOORDELOOS M.E., 1993 A monograph of Marasmius, Collybia and related genera in Europe. Part 1: Marasmius, Setulipes and Marasmiellus, Libri Botanici 8: 229 pp.
- BAHARAEEN S. & VISHNIAC H.S., 1984 25S ribosomal RNA homologies of basidiomycetous yeasts: taxonomic and phylogenetic implications. *Canad. J. Microbiol.* 30: 613-621.
- BANDONI R.J., 1984 The Tremellales and Auriculariales: an alternative classification. Transact. Mycol. Soc. of Japan 25: 489-530.
- BANDONI R.J., 1994 An overview of dimorphic Heterobasidiomycetes and their current classification. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 10.

- BARAL H.O., 1992 Vital versus Herbarium taxonomy: morphological differences between living and dead cells of Ascomycetes, and their taxonomic implications. Mycotaxon 44 (2): 333-390.
- BARAL H.O., 1993 New characters in the Orbitiaceae and rearrangement of the genera. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 37.
- BARONI T.J., 1990 Cladistic analysis of the Entolomataceae. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 8.
- BARONI T.J., 1994 Phylogeny and systematics of the Entolomataceae: morphological data and character analysis. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 10.
- BAS C., 1990 The taxonomic importance of acrophysalidic tissues in agarics. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 8.
- BAURA G., SZARO T.M. & BRUNS T.D., 1991 Gastroboletus laricinus is a recent derivative of Suillus grevillei: molecular evidence. Mycol. Soc. Amer. Newsletters 42: 5 (Abstr.).
- BELLEMERE A. & MELENDEZ-HOWELL L., 1993 Ascus apex and systematics in some Sarcosomataceae s.l. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 39.
- BENNY G., 1994 Classical morphology in Zygomycete taxonomy. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 14.
- BENSAUDE M., 1918 Recherche sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. Thèse, Paris, 156 pp.
- BERBEE M.L. & TAYLOR J.W., 1992 Convergence in ascospore discharge mechanism among Pyrenomycete fungi based on 18S ribosomal RNA gene sequence. *Molec. Phylogenet. Evol.* 1: 59-71.
- BERBEE M.L. & TAYLOR J.W., 1993a Ascomycete relationships: dating the origin of asexual lineages with 18S ribosomal RNA gene sequence data. In: D.R. Reynolds & J.W. Taylor (Eds.), The fungal holomorph: mitotic, meiotic and pleomorphic speciation in fungal systematics:67-78 (CAB International, Wallingford, UK).
- BERBEE M.L. & TAYLOR J.W., 1993b Molecular systematics and fungal classification. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 21.
- BERBEE M.L. & TAYLOR J.W., 1994 Molecular clock predictions for the fossil record. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 15.
- BERUBE J.A. & DESSUREAULT M., 1990 Use of isozyme and protein patterns to differentiate North American Armillaria species. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.; 318.
- BESL H., 1990 Secondary metabolites as markers for the delimitation of the Boletales. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 9.
- BLACKWELL M. & SPATAFORA J.W., 1993 Molecular data sets and broad taxon sampling in detecting morphological convergence. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 23.
- BLACKWELL M., 1994 Minute mycological mysteries: the influence of arthropods on the lives of fungi. Mycologia 86 (1): 1-17.
- BLANZ P.A., 1990a Phylogenetic relationships within the Heterobasidiomycetes on the basis of 5S ribosomal RNA analysis. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 10.
- BLANZ A. -1990b Phylogenetic relationships within the Basidiomycetes deduced from ribosomal RNA nucleotide sequences. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 318.

- BLANZ P.A. & DÖRING H., 1994 Ribosomal RNA analysis tool to characterize taxonomic relationships in the genus Exobasidium (Basidiomycetes). 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.; 54.
- BOIDIN J. & LANQUETIN P., 1965 Hétérobasidiomycètes saprophytes et Homobasidiomycètes X. Nouvelles données sur la polarité dite sexuelle. Revue de Mycologie (Paris) 30: 3-16,
- BOIDIN J., 1977 Intérêt des cultures dans la délimitation des espèces chez les Aphyllophorales et les Auriculariales. In: H. Clémençon (Ed.), The species concept in Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica 61: 277-321.
- BOIDIN J., 1986 Intercompatibility and the species concept in the saprobic Basidiomycotina. Mycotaxon 26: 319-336.
- BOIDIN J., 1995 Utilisation des croisements pour la délimitation des espèces chez les Basidiomycètes lignicoles. Réseau de Mycologie (Section de Mycologie, Société Française de Microbiologie), Colloque des 26 et 27 janvier 1995, Montpellier, Abstr.: 12.
- BRANDRUD T.E., LINDSTROM H., MARKLUND H., MELOT J. & MUSKOS S., 1990 Cortinarius Flora photographica 1: 44 pp. + 60 pl.
- BRANDRUD T.E., LINDSTROM H., MARKLUND H., MELOT J. & MUSKOS S., 1992 Corninarius Flora photographica 2: 43pp. + 60pl.
- BRANDRUD T.E., LINDSTROM H., MARKLUND H., MELOT J. & MUSKOS S., 1994 Cortinarius Flora photographica 3: 36pp. + 60pl.
- BRUNS T.D., PALMER J., SHUMARD D., GROSSMAN L. & HUDSPETH M., 1988 Mitochondrial DNAs of Suillus: three fold size change in molecules that share a common gene order. Curr. Genet. 13: 49-56.
- BRUNS T.D., FOGEL R., WHITE T.J. & PALMER J., 1989 Accelerated evolution of false truffle from a mushroom ancestor. *Nature* 339: 140-142.
- BRUNS T.D. & PALMER J. -1989 Evolution of mushroom mitochondrial DNAs: Suillus and related genera. J. Molecul. Evol. 28: 349-362.
- BRUNS T.D., FOGEL R. & TAYLOR J.W., 1990 Amplification and sequencing of DNA from fungal herbarium specimens. Mycologia 82: 175-184.
- BRUNS T.D. & SZARO T.M., 1990 Phylogenetic relationships within the Boletales: molecular evidence. In: A.Reisinger & A.Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.; 12.
- BRUNS T.D., TAYLOR J.W. & WHITE T.J., 1991 Fungal molecular systematics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 22: 525-564.
- BRUNS T.D., VILGALYS R., BARNS S.M., GONZALEZ D., HIBBETT D.S., LANE D.J., SIMON L., STICKEL S., SZARO T.M., WEISBURG W.G. & SOGIN M.L., 1992 Evolutionary relationship within the fungi: analyses of nuclear small subunit rRNA sequences. Mol. Phylog. Evol. 1: 231-241.
- BRYGOO Y., 1990 Molecular phylogeny of Ascomycetes. In: A.Reisinger & A.Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 12.
- BRYGOO Y., 1993 Comment réaliser une classification naturelle des Ascomycètes ? In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 22.
- BULAT S.A. & ALEKHINA I.A., 1994 Phylogenetic relationships inference in Collybia dryophila species complex using rDNA and UP-PCR (RAPD-like) polymorphisms DNA parsimony. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 24.
- BUNYARD B.A., ROYSE D.J. & NICHOLSON M.S., 1994 Phylogeny of Agaricus bisporus inferred from enzymatically amplified ribosomal DNA. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 25.
- BUSCOT F., 1994 PCR/RFLP analysis of ribosomal RNA genes of Morchellaceae and Helvellaceae. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.; 27.

- BUYCK B. -1990 Basidium morphology as in important taxonomic tool in the study of the genus Russula, In: A.Reisinger & A.Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 13.
- CASSIDY J., MOORE D., LU B. & PUKKILA P., 1982 Unusual organization and lack of recombination in the ribosomal RNA genes of Coprinus cinereus. Curr. Genet. 8: 607-613.
- CASTLE A., HORGEN P. & ANDERSON J.W., 1987 Restriction fragment length polymorphisms in the mushrooms Agaricus brunnescens and Agaricus birorquis. Appl. Environ. Microbiol. 53: 816-822.
- CHOI J.E., CHOI S.J., SHEEN J., PARK H.M. & BAE K.S., 1994 Mitochondrial DNA analyses of genus Penicillium. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 10.
- CLÉMENÇON H., 1970 Bau der Wand der Basidiosporen und ein Vorshlag zur Benennungen ihrer Schichten. Zeitschr. f. Pilzk, 36 (1-2): 113-133.
- COLWELL R.R. & HAWKSWORTH D.L., 1991 Microbial diversity 21. Action Statement. International Union of Biological Sciences, International Union of Microbiological Societies Report. 5 pp.
- COURTECUISSE R., 1990 Mycological inventory in French Guiana; first results and plans. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 15.
- COURTECUISSE R., 1992 (1991) Le programme d'inventaire mycologique national et de cartographie des Mycota français. 1ère note: présentation générale. Bull. Soc. Mycol. France 107 (4): 161-203.
- CROUS P.W. & WINGFIELD M.J., 1993 Generic concepts in Calonectria and Nectria with anamorphs in Cylindrocladium and Cylindrocladiella. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 41.
- CROUS P.W., 1994 Delineating species in Cylindrocladium. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 44.
- CUMMINGS B. & WOOD T., 1989 A simple and efficient method for isolating genommic DNA from endomycorrhizal spores. Gene Anal. Technol. 6: 89-92.
- DALPE Y., 1994 Les endomycorhizes à arbuscules, un mariage parfait! Bull. Soc. Mycol. Nord 55-56: 31-34.
- DE LEY J., CATTOIR H. & REYNAERTS A., 1970 The quantitative measurement of DNA hybridization from renaturation rates. Eur. J. Biochem. 12: 133-142.
- DEMOULIN V., 1975 The origin of ascomycetes and basidiomycetes, the case for med algal ancestry, Bot. Rev. (Lancaster) 40: 315-345.
- DEMOULIN V., 1985 The red algal-higher fungi phylogenetic link: the last ten years. *BioSystems* 18: 347-356.
- DENAYER F.O., 1994 Bio-indication et bio-accumulation dans le règne fongique. Bull. Soc. Mycol. Nord 55-56: 39-72.
- DONOGHUE M. & SANDERSON M., 1991 The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. In: D.Soltis, P.Soltis & J.Doyle (Eds.), Molecular systematics in plants. (Chapman & Hall, New York).
- DOWD P.F., 1992 Insect fungal symbionts: a promising source of detoxifying enzymes. Industr. Microbiol. 9: 149-161.
- DREISBACH T.A. & HANSEN E.M., 1994 PCR generated DNA fingerprints of the Phellinus pini species complex. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 54.
- EDWARDS R.L., 1994 The genus Xylaria, a treasure chest of metabolites. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 56.
- ERIKSSON O., 1994 DNA and Ascomycete systematics. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 59.
- FAYOD V., 1889 Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinées. Ann. Sci. Nat., ser. Bot. VII, 9: 181-411.

- FELL J.W., 1994 The role of nucleotide sequence analysis in the taxonomy of basidiomycetous yeasts. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 62.
- FELSENSTEIN J., 1988 Phylogenics from molecular sequences: inference and reliability. Ann. Rev. Genet. 22: 521-565.
- FELSENSTEIN J., 1991 PHYLIP (Phylogenetic Inference Package) version 3.4. Department of Genetics SK-500, University of Washington, Seattle, Washington.
- FRANCO-MOLANO A.E., 1994 The genus Lepiota sensu lato in tropical America with emphasis on Costa Rica and Colombia. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 65.
- FRISVAD J.C., 1994 A new species model in fungi based on the ecotype-phylotype concept. 5th International Mycological Congress (IMCS) Abstr.: 66.
- GARDES M., MUELLER G.M. & KROPP B., 1990 Restriction fragment length polymorphisms in the nuclear ribosomal DNA of four Laccaria spp.: L. bicolor, L. laccara, L. proxima and L. amethystina. Phytopathology 80: 1312-1317.
- GARDES M., WHITE T.J., FORTIN J., BRUNS T.D. & TAYLOR J.W., 1991 Identification of indigenous and introduced symbiotic fungi in ectomycorrhizae by amplification of nuclear and mitochondrial ribosomal DNA. Canad. J. Bot. 69: 180-190.
- GARGAS A., 1992 Phylogeny of discomycetes and early radiations of the filamentous Ascomycetes inferred from 18S rRNA sequence data. Ph.D. Dissertation, Univ.of California, Berkeley, 99 pp.
- GARGAS A., SAENZ G.S. & TAYLOR J.W., 1994 Phylogeny and early radiations of the apothecial Ascomycetes inferred from SSU rDNA sequence data. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 69.
- GIRBARDT M., 1958 Über die Substruktur von Polystictus versicolor L. Ark. Mikrobiol. 28: 255-269.
- GOLENBERG E., GIANNASI D., CLEGG M., SMILEY C., DURBIN M., HENDERSON D. & ZURAWSKI G., 1990 Chloroplast DNA sequences from a miocene *Magnolia* species. *Nature* 344: 656-658.
- GONCALVES M.J., VIDAL R. & BAPTISTA-FERREIRA J.L., 1990 On the DNA's and RNA's electrophoretic characterisation towards *Polyporaceae* systematics. *In:* A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 186.
- GOTTLIEB A.M., SAIDMAN B.O. & WRIGHT J.E., 1994 Characterization of six isoenzymatic systems in Argentine representatives of two groups of Ganoderma. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 245.
- GOWAN S. & VILGALYS R., 1991 Ribosomal DNA length polymorphism within populations of Xylaria magnoliae (Ascomycotina). Amer. J. Bot. 78: 1603-1607.
- GUEHO E., TREDICK J. & PHAFF H., 1985 DNA relatedness among species of Geotrichum and Dipodascus. Canad. J. Bot. 63: 961-966.
- HALLENBERG N., LARSSON E. & MAHLAPUU M., 1994 Phylogenetic studies in Peniophora.

 Sth International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 80.
- HALLING R., 1994 An alternative concept of Collybia (Agaricales). 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 80.
- HANLIN R.T., 1994 Morphology of the ascoma in the Meliolaceae. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 83.
- HANSEN E.M., McWILLIAMS M.G. & DREISBACH T.A., 1994 Comparison of Phellinus sulphurascens and P.weirii from Asia and North America using plate pairing and molecular techniques. 5th International Mycological Congress (IMCS) Abstr.: 83.
- HANSEN L. & KNUDSEN H. (Eds.), 1992 Nordic Macromycetes, vol.2. Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales, 474 pp. (Nordsvamp, Copenhagen).
- HENDRICKS L., De BAERE R., VAN de PEER Y., NEEFS J., GORIS A. & De WAECHTER R., 1991 - The evolutionary position of the rhodophyte *Porphyra umbilicalis* and the

- basidiomycete Leucosporidium scottii among other eucaryotes as deduced from complete sequences of small ribosomal subunit RNA. J. Mol. Evol. 32: 167-177.
- HEREDIA G., MERCADO A., MENA J. & ROSAS G., 1994 Advances on the knowledge of dematiaceous Hyphomycetes from Mexico. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 88.
- HIBBETT D.S., 1990 A phylogenetic analysis of Lentinus Fr. based on restriction analysis and sequencing of ribosomal data. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 23.
- HIBBETT D.S., 1991 Phylogenetic relationships of the Basidiomycete genus *Lentinus* Fr.: evidence from ribosomal RNA coding genes and morphology. Ph. D. Dissertation. Duke University, Durham, North Carolina. 266 pp.
- HIBBETT D.S. & VILGALYS R., 1991 Evolutionary relationships of *Lentinus* to the *Polyporaceae* evidence from restriction analysis of enzymatically amplified ribosomal DNA. *Mycologia* 83: 425-439.
- HIBBETT D.S., 1992 Ribosomal RNA and fungal systematics. Trans. Mycol. Soc. Japan 33: 533-556.
- HIBBETT D.S., 1994 Molecular phylogenetics of polypores. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 88.
- HILLIS D.M., 1987 Molecular versus morphological approaches to systematics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 23-42.
- HILLIS D.M. & HUELSENBECK J.P., 1992 Signal, noise and reliability in molecular phylogeneric analyses, J. Heredity 83: 189-195.
- HIRATSUKA Y., 1990 Re-evaluation of families of Uredinales. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 24.
- HØILAND K., 1983 Cortinarius subgenus Dermocybe. Opera Botanica 71: 113 pp.
- HOPPLE J.S. Jr., 1990 Phylogenetic relationships within the genus Coprinus based on molecular and morphological evidence. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 25.
- HOPPLE J.S.Jr. & VILGALYS R., 1994 Phylogenetic relationships among coprincid taxa and allied based on data from restriction site mapping of nuclear rDNA, Mycologia 86 (1): 96-107.
- HORGEN P., ARTHUR R., DAVY O., MOUM A., HERR F., STRAUSS N. & ANDERSON J.W., 1984 - The nucleotide sequence homologies of unique DNAs of some cultivated and wild mushrooms. Canad. J. Microbiol. 30: 587-593.
- HSEU R.S., MONCALVO J.M., WANG H.F., CHEN L.J. & WANG H.H., 1994 New parameters to identify cultures of Ganoderma species. 5th International Mycological Congress (IMCS) Abstr.: 95.
- HSEU R.S. & WANG H.H., 1990 An identification system for Ganaderma isolates in Taiwan. In:

 A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.:

 25.
- HUGHES K., WU Q. & PETERSEN R.H., 1994 Consistency of laccase patterns within species of Clavicorona. 5th.International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 96.
- HUHNDORF S.M., 1994 Pyrenomycetes and Loculoascomycetes of French Guiana. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 96.
- HUHTINEN S., 1989 A monograph of Hyaloscypha and allied genera, Karstenia 29 (2): 45-252.
- HUHTINEN S., 1993 Traditional discomycete taxonomy: should we also shift to a second gear?

 In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), Ist International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 26.
- HUYSMANS E., DAMS E., VANDENBERGHE A. & DeWAECHTER R., 1983 The nucleotide sequence of the 5S rRNAS of four mushrooms and their use in studying the phylogenetic position of Basidiomycetes among the eukaryotes. *Nucl. Acid Res.* 11: 2871-2880.

- INNIS M.A., GELFAND D.H., SNINSKY J.J. & WHITE T.J., 1990 PCR protocols: a guide to methods and applications. (Academic Press, New York).
- ITURRIAGA T., 1994 Studies on Encoelia (Discomycetes) in Venezuela and the Guyana region. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 99.
- JAHNCKE K.D., 1984 Artabgrenzung durch DNA-Analyse bei einigen Vertretern der Strophariaceae. Bibl. Mycol. 96: 1-183.
- JAHNCKE K.D. & BAHNWEG G., 1986 Assessing natural relationships in the Basidiomycetes by DNA analysis. *Transact. Brit. Mycol. Soc.* 87: 175-191.
- JAHNCKE K.D., BAHNWEG G. & WORRALL J.J., 1987 Species delimitation is the Armillaria mellea complex by analysis of nuclear and mitochondrial DNAs. Transact. Brit. Mycol. Soc. 88 (4): 572-575.
- JARDINE N. & SIBSON R., 1971 Mathematical taxonomy. (John Wiley & Sons, London).
- KEMP R.F.O., 1975 Breeding biology of Coprinus species in the section Lanatuli, Transact. Brit. Mycol. Soc. 65 (3): 375-388.
- KHAN S.E. & KIMBROUGH J.W., 1982 A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures. *Mycotaxon* 15: 103-120.
- KHASHNOBISH A. & SHEARER C.A., 1994 Phylogenetic relationships on Leptosphaeria and Phaeosphaeria based on morphological and molecular evidence. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 108.
- KIMBROUGH J.W., 1990 Septal structures and systematics of the operculate Discomycetes. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.; 27.
- KIMBROUGH J.W., 1993 Septal structures and Ascomycete Systematics. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), Ist International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 12.
- KOHN L.M., PETSCHE D., BAILEY S., NOVAK L. & ANDERSON J.W., 1988 Restriction fragment length polymorphisms in nuclear and mitochondrial DNA of Sclerotinia species. Phytopathology 78: 1047-1051.
- KOHN L.M., 1990 New characters: determining the rank of resolution and applying a multiple level approach to systematics. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 29.
- KORHONEN M., 1978 Interfertility and clonal size in the Armillariella mellea complex. Karstenia 18: 31-42.
- KOST G., 1990 A new basidiome type of

 tropical fungus. A missing link to peculiar agarics? In:

 A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.:
 29.
- KOZLOWSKJ M. & STEPIEN P.P., 1982 Restriction enzyme analysis of mitochondrial DNA of members of the genus Aspergillus as an aid to taxonomy. J. Gen. Microbiol. 128: 471-476.
- KREISEL H. & SCHUBERT M., 1994 Ubiquinones generic criteria in Eumycota. In: H. Clémençon (Ed.), Generic concepts in mycology. Mycol. Helver. 6 (1): 95-102.
- KRUG J.C., 1994 Systematics and phylogeny of Hypocopra -an update. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 115.
- KURAICHI H., KATAYAMATA-FUJIMURA Y., SUGIYAMA J. & YOKOYAMA T., 1985 Ubiquinones systems in fungi I. Distribution of ubiquinones in the major families of Ascomycetes, Basidiomycetes and Deuteromycetes and their taxonomic implications. *Trans. Mycol. Soc. Japan* 26: 383-396.
- KURTZMANN C., IOHNSON C. & SMILEY M., 1979 Determination of conspecificity of Candida utilis and Hansenula jadinii through DNA reassociation. Mycologia 71: 844-847.
- KWOK S., WHITE T.J. & TAYLOR J.W., 1986 Evolutionary relationships betwen fungi, red algae, and other simple eucaryotes inferred from total DNA hybridizations to a cloned basidiomycete ribosomal DNA, Exp. Mycol. 10: 196-204.

- LAESSOE T., 1990 Xylaria (Xylariales, Ascomycetes) -classification based on teleomorphic characters. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 32.
- LANGE M., 1952 The species concept in the genus Coprinus. Dansk Bot. Arkiv 14: 1-164.
- LANGER E., 1994 Phylogenetic analysis of the genus Hyphodontia John Eriksson emend. E. Langer (Corticiaceae, Basidiomycetes) using parsimony. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 118.
- LANGER G., 1994 Phylogenetic analysis in the Botryobasidium-complex (containing Homo- and Heterobasidiomycetes) using parsimony. 5th International Mycological Congress (IMCS) Abstr.: 119.
- LECLERC M.C., PHILIPPE H. & GUEHO E., 1993 Phylogeny of dermatophytes and dimorphic fungi based on large subunit ribosomal RNA sequence comparisons. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 51.
- LEE S. & TAYLOR J.W., 1990 Isolation of DNA from fungal mycelia and single spores. *In:* M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky & T. White (Eds.), *PCR protocols*: 282-287. (Academic Press, New York).
- LEMKE P.A., 1994 Basidiomycetes and the new genetics. Mycologia 86 (2): 173-180.
- LETROUIT-GALINOU M.A., PARGUEY-LEDUC A. & M.C. JANEX-FAVRE, 1993 Ascoma structure and ontogenesis in Ascomycete Systematics. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), Ist International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 10.
- LIU Y.J., AMMIRATI J.F. & ROGERS S.O., 1994 Integrated taxonomy and phylogenetics of the agaric genus Dermocybe, 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 128.
- LODHA B.C. & MATHUR K., 1994 Implication of pleoanamorphy and teleomorph-anamorph relationship on taxonomy of some plant pathogenic fungal genera. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 129.
- LOFTUS M., MOORE D. & ELLIOTT T., 1988 DNA polymorphism in commercial and cultivated strains of the cultivated mushroom, Agaricus bisporus, Theor. Appl. Genet. 76:712-718
- LUNG-ESCARMANT D., MOHAMMED C. & DUNEZ J., 1985 Nouvelles méthodes de détermination des armillaires européennes: immunologie et électrophorèse en gel de polyacrylamide. Eur. J. For. Pathol. 15: 278-288.
- LUTZONI F. & VILGALYS R., 1994 Integration of morphological and molecular datasets in estimating fungal phylogenies. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.; 130.
- MAAS GEESTERANUS R.A., 1992 Mycenas of the Northern Hemisphere I-II. Verh. Konink. Nederl. Akad. v. Wetenschap., Afd. Natuurk. 90: 391 + 493 pp.
- McARTHUR C.R. & CLARK-WALKER G.D., 1983 Mitochondrial DNA size diversity in the Dekkera/Bretanomyces yeasts, Curr. Genet. 7: 29-35.
- McKENZIE E.H.C.& HYDE K.D., 1994 Microfungi on Pandanaceae. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 138.
- METZENBERG R.L., 1991 Benefactor's lecture: the impact of molecular biology on mycology. Mycol. Res. 95 (1): 9-13.
- MILLS P.R. & MUTHUMEENAKSHI S., 1994 Do new techniques change old perceptions in Trichoderma systematics? 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 142.
- MINTER D.W., 1990 Fluorescence microscopy in Ascomycete taxonomy. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 38.
- MISHLER B., BREMER K., HUMPHRIES C. & CHURCHILL S., 1988 The use of nucleic acid sequence data in phylogenetic reconstruction. *Taxon* 37: 391-395.
- MOENS W. & Van VAERENBERGH B., 1995 Méthodologie et standardisation du typage moléculaire par RAPD. Réseau de Mycologie (Section de Mycologie, Société Française de Microbiologie), Colloque des 26 et 27 janvier 1995, Montpellier, Abstr.: 15.

- MONCALVO J.M., HSEU R.S. & WANG H.H., 1994a Phylogenetic analysis in Ganoderma: examination of rate and mode of evolution of different ribosomal DNA regions. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 145.
- MONCALVO J.M., HSEU R.S. & WANG H.H., 1994b The use of ribosomal DNA sequence data for species identifications and phylogeny in the Ganodermataceae. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.:145
- MOORE R.T. & McALEAR J.H., 1962- Fine structure of *Mycota* 7. Observations on septa of Ascomycetes and Basidiomycetes. *Amer. J. Bot.* 49: 86-94.
- MOORE R.T., 1971 An alternative concept of the fungi based on their ultrastructure. In: A. Perez-Miravete & D. Pealez (Eds.), Recent Advances in Microbiology 10: 49-64.
- MOORE R.T., 1978 Taxonomic significance of septal ultrastructure with particular reference to the jelly fungi. Mycologia 70: 1007-1024.
- MOORE R.T., 1994 Taxonomic significance of aphyllophore parenthesome anomalies, 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 147.
- MORAVEC J., 1990 Taxonomic revision of the genus Cheilymenia: new generic and infrageneric classification of the genus Cheilymenia in a new emendation. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 39.
- MORRISON D.J., THOMPSON A.J., CHU D., PEET F.G., SAHOTA T.S. & RINK U., 1985 Isozyme patterns of Armillaria intersteriliy groups occuring in British Columbia. Canad. J. Microbiol. 31: 651-653.
- MOSS S.T. & JONES E.B.G., 1993 Ascoma structure of the Halosphaeriaceae. In: A.Bellemère, M.A. Letrouit & I. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 55.
- MUELLER G.M., 1994 Neotropical Holobasidiomycetes: preliminary assessment of the biodiversity and distribution based on studies in Costa Rica and Colombia -Introduction. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 150.
- MÜLLER W.H., BOEKHOUT T. & Van MOURIK P., 1994 Stereo-electron microscopy of the septal pore cap of Schizophyllum commune. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 151.
- NAGAHAMA T., SATO H., SHIMAZU M. & J.SUGIYAMA J., 1994 Phylogenetic divergence of the Entomophthoralean fungi: evidence from nuclear 18S ribosomal RNA gene sequence. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 213.
- NAKASONE K.K., 1994 Molecular and morphological studies on Cytidiella albomellea (Corticiaceae) and allied taxa. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 153,
- NOORDELOOS M.E., 1992 Entoloma s.l. Fungi Europaei 5: 760 pp.
- NOVAK L.A. & KOHN L.M., 1990 Immunological affinities of developmentally regulated sclerotial proteins define a lineage in the Sclerotiniaceae. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 88.
- OBERWINKLER F., 1982 The significance of the morphology of the basidium in the phylogeny of Basidiomycetes. In: K. Wells & E.K. Wells (Eds.), Basidium and basidiocarp. Evolution, cytology, function and development: 9-35 (New York).
- OBERWINKLER F., 1987 Heterobasidiomycetes with ontogenetic yeast-stages. Systematic and phylogenetic aspects. Studies in Mycology 30: 61-74.
- OBERWINKLER F., 1990 Problems in the Systematics of Heterobasidiomycetes. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 43.
- O'DONNELL K., 1994 Molecular systematics and phylogeny of Fusarium. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.; 160.
- O'DONNELL K. & CIGELNIK E., 1994 Phylogeny of the Zygomycotina, 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.:160.

- OVREBO C.L., 1994a Hydropus at La Selva Biological Station, Costa Rica. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 164.
- OVREBO C.L., 1994b Agaricales of La Selva: Diversity in a lowland tropical rain forest. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 164.
- PARMASTO E., 1994 Corticioid fungi: a cladistic sudy of a paraphyletic group. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 166.
- PATOUILLARD N., 1887 Des Hyménomycètes au point de vue de leur structure et de leur classification. Thèse école supérieure de Pharmacie de Paris. 51 pp.
- PATOUILLARD N., 1900 Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes.

 Thèse pour l'obtention du diplôme de Docteur de l'Université de Paris, 184 pp. (Lucien Declume, Lons-le-Saulnier).
- PATTON M. & MARCHANT R., 1978 A mathematical analysis of dolipore/parenthesome structure in Basidiomycetes. J. Gen. Micobiol. 109: 335-349.
- PEGLER D.N., 1994 General purpose classification update. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 168.
- PEGLER D.N., SPOONER B.M. & YOUNG T.W.K., 1993 British Truffles. A revision of british hypogeous fungi. 216pp.+ 25pl.
- PERREAU J., 1967 Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les Homobasidiomycètes à spores omées. Ann. Sci. Nat., ser. Bor. XII, 8 (4): 639-745.
- PETERSEN R.H., 1994a Contribution of mating data to mushrooms systematics. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 170.
- PETERSEN R.H., 1994b Mushrooms mating behavior, speciation and species. 5th International Mycological Congress (IMCS) Abstr.: 170.
- PETERSON S.W., 1994 Use of molecular techniques in *Penicillium* systematics. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 170.
- PETRINI L.E. & PETRINI O., 1990 Rosellina aquila (Fr.)Ces. et de Not. and Rosellinia corticium (Schw.:Fr.)Sacc., two closely related but distinct species. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 45.
- PING L., MARQUARDT R.R. & KIEREK-JASZCZUK D., 1994 Immunochemical identification of fungi using polyclonal antibodies raised to exoantigens from Aspergillus ochraceus. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 109.
- PITT J.I., 1994 A morphologist's view of Penicillium phylogeny. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 172.
- PODER R., 1990 Phylogenetical aspects of gill development and proportions in basidiocarps. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 89.
- REDHEAD S.A., 1987 The Xerulaceae (Basidiomycetes), family with sarcodimitic tissues. Canad. J. Bot. 65: 1551-1562.
- REHNER S.A. & AMMIRATI J.F., 1987 rDNA variation in Agrocybe, section Pediadeae. Mycol.Soc.Amer. Newsletters 38: 44 (Abstr.).
- REHNER S.A., BRUNS T.D. & VILGALYS R., 1990 Molecular systematic investigations in the Agaricales. In: A.Reisinger & A.Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 339.
- REIJNDERS A.F.M., 1963 Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. (Junk, Den Haag.).
- REIJNDERS A.F.M., 1990 Differentiation and phylogenetic problems. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 91.
- REIJNDERS A.F.M. & STALPERS J.A., 1992 The development of the hymenophoral trama in the Aphyllophorales and the Agaricales Studies in Mycology 34: 109 pp.

- REYNOLDS D.R., 1993 Implications of the holomorph concept for Ascomycete systematics, In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), Ist International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 7.
- REYNOLDS D.R. & TAYLOR J.W., 1993 The fungal holomorph: mitotic, meiotic and pleomorphic speciation in fungal systematics. 375 pp. (CAB International, Wallingford UK).
- ROGERS J.D., 1990 Anamorphs and cultures: relevance to taxonomy of Xylaria and its allies. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 50.
- ROGERS S.O., REHNER S.A., BLEDSOE C., MUELLER G.M. & AMMIRATI J.F., 1989 Extraction of DNA from Basidiomycetes for ribosomal DNA hybridization. Canad. J. Bot. 67: 1235-1243.
- ROGERS S.O., AMMIRATI J.F., LoBUGLIO K., REHNER S.A. & BLEDSOE C., 1990 Molecular taxonomy and phylogenetics of Basidiomycetes. In: A.Reisinger & A.Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 339.
- ROMAGNESI H., 1967 Les russules d'Europe et d'Afrique du Nord, 998 pp. (Bordas, Paris).
- ROMERO A.I. & CARMARAN C., 1990 Some species of Diatrypales studied with fluorescence microscopy. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 339.
- ROTSCHILD L., RAGAN M., COLEMAN A., HEYWOOD P. & GERBI S., 1986 Are RNA sequences the Rosetta stone of phylogenetics ? Cell 47: 640
- RYVARDEN L., 1994a Biodiversity in polypores: a comparison between tropical Africa and America. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 184.
- RYVARDEN L., 1994b Can we trust morphology in Ganoderma? 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 184.
- RYVARDEN L. & GILBERTSON R.L., 1993 European polypores. Part 1. Abortiporus Lindtneria. pp. 1-387.
- RYVARDEN L. & GILBERTSON R.L., 1994 European Polypores, Part 2. Meripilus Tyromyces, pp. 394-743.
- SAENZ G.S. & TAYLOR J.W., 1994 Molecular sequence data and classification of the order Meliolales. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 185.
- SAENZ G.S., GARGAS A. & TAYLOR J.W., 1994a Phylogenetic relationships within the order Erysiphales based upon ITS rDNA sequence data. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.; 186.
- SAENZ G.S., TAYLOR J.W.& GARGAS A., 1994b 18S rRNA gene sequences and supraordinal classification of the Erysiphales. *Mycologia* 86 (2): 212-216.
- SAMSON R.A., 1994 The continuing role of morphology for classifying species of Penicillium and Aspergillus. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 187.
- SCHUMACHER T., 1990a Towards a plausible taxonomy in large Ascomycete genera: the combined use of cladistics and phenetics in establishing infrageneric structure in Scutellinia (Discomycetes). In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 53.
- SCHUMACHER T., 1990b The significance of ascospore sculpturing in the genus Scutellinia (Discomycetes). In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 52.
- SEIFERT K.A. & OKADA G., 1990 Variations in synnema structure in Stilbellaceae and its taxonomic value. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 53.
- SENN-IRLET B., 1990 The genus Crepidotus (Agaricales) in Europe. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 53.
- SIMON L., 1994 Systematics and molecular ecology of the Glomales. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 201.

- SINGER R., 1994 Toward m definition of the genera in mycological taxonomy. In: H Clémençon (Ed.), Generic concepts in mycology. Mycol. Helvet. 6 (1): 92-94.
- SMITH A., 1989 RNA sequence data in phylogenetic reconstructions: testing the limits of its resolution. Cladistics 5: 321-344.
- SMITH M.L. & ANDERSON J.B., 1989 Restriction fragment length polymorphisms in mitochondrial DNAs of Armillaria: identifications of North American biological species. Mycol. Research 93 (3): 247-256.
- SNEATH P.H. & SOKAL R.R., 1973 Numerical taxonomy. (W.H. Freeman, San Francisco).
- SPATAFORA J.W. & BLACKWELL M., 1993 Molecular systematics of unitunicate perithecial ascomycetes: the Clavicipitales -Hypocreales connection. *Mycologia* 85: 912-922.
- SPATAFORA J.W., VILGALYS R. & MITCHELL T.G., 1993 Phylogenetic placement of the "black-yeasts" (Ascomycota). In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 60.
- SPATAFORA J.W. & BLACKWELL M., 1994 Polyphyletic origins of Ophiostomatoid fungi. 5th International Mycological Congress (IMCS) Abstr.; 207.
- SPATAFORA J.W., VILGALYS R. & MITCHELL T.G., 1994 Cladistic analysis of rDNA sequences of "black yeasts" and other dematiaceous Hyphomycetes. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 206.
- SPECHT C., NOVOTNY C. & ULLRICH R., 1984 Strain-specific differences in ribosomal DNA from the fungus Schizophyllum commune. Curr. Genet. 8: 219-222.
- SWANN E.C. & TAYLOR J.W., 1994 Phylogenetic perspectives on Basidiomycete Systematics: evidence from the 18S rRNA gene. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 215.
- SWOFFORD D. & OLSEN G., 1990 Phylogeny reconstruction. In: D. Hillis & C. Moritz (Eds.), Molecular systematics: 411-501. (Sinauer, Sundeland, Massachussetts).
- SWOFFORD D., 1992 PAUP: phylogenetic analysis using parsimony, version 3.0s. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- TAYLOR J.W., 1986 Fungal evolutionary biology and mitochondrial DNA. Experimental Mycol. 10: 259-269.
- TAYLOR J.W., BRUNS T.D. & WHITE T.J., 1990 Can the amount of molecular divergence define species and genera: comparison of Sordariales and Agaricales ? In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 343.
- TAYLOR J.W. & LoBUGLIO K.F., 1994 Ascomycete phylogenetics: merphology and molecules. Mycoscience 35: 109-112.
- TEHLER A., 1988 A cladistic outline of the Eumycota. Cladistics 4: 227-277.
- TEHLER A. -1990 A new approach to the phylogeny of Euascomycetes. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 57.
- TEHLER A., 1993 Cladistic analyses in Ascomycete Systematics: theory and practice. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 16.
- TEHLER A., 1994 Morphological data and molecular data: use total evidence in phylogenetic analysis. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 218.
- THIELKE C., 1972 Die Dolipore der Basidiomyceten. Arch. Mikrobiol. 82: 31-37.
- THIERS H.D., 1984 The secotioid syndrom. Mycologia 76 (1): 1-8
- THRANE U., 1994 Cladistic analysis of phenotypic characters in Fusarium. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 221.
- TRIEBEL D. & BARAL H.O., 1993 Ascus characters in the type species of the genera Crocicreas and Cyathicula (Leotiales) in Ascomycete Systematics. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 62.

- VANDENDRIES R., 1923 Nouvelles recherches sur la sexualité des Basidiomycètes. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 56: 1-25.
- VAN der AA H.A., NOORDELOOS M.E. & DeGRUYTER J., 1990 The species concepts in some larger genera of the Coelomycetes. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 5.
- Van BRUMMELEN J., 1994 The significance of ascospore ornamentation in the taxonomy of the genus Pseudombrophila (Pezizales). 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 228.
- VAN der GUCHT K., 1990 A study of the genus Hypoxylon (Xylariaceae) from Papua New Guinea. In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 20.
- VAN der GUCHT K., 1994 The Xylariaceae of Papua New Guinea. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 229.
- VERKLEY J.M., 1993 Ultrastructure of the ascus apical apparatus as a tool in Systematics of Leotiales. In: A. Bellemère, M.A. Letrouit & J. Mouchacca (Eds.), 1st International Workshop on Ascomycete Systematics (Paris) Abstr.: 67.
- VILGALYS R., 1986 Phenetic and cladistic relationships in Collybia Section Levipedes. Taxon 35: 225-233.
- VILGALYS R., 1988 Genetic relatedness among anastomosis groups in *Rhizoctonia* as measured by DNA/DNA hybridization. *Phytopathology* 78: 698-702.
- VILGALYS R. & HESTER M., 1990 Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several species of Cryptococcus. J. Bacteriol. 172: 4238-4246.
- VILGALYS R., HOPPLE J.Jr. & HIBBETT D.S., 1994 Phylogenetic implications of generic concepts in fungal taxonomy: the impact of molecular systematic studies. *In:* H.Clémençon (Ed.), *Generic concepts in mycology, Mycol. Helyet.* 6 (1): 73-91.
- VILJOEN C.D., WINGFIELD M.J. & WINGFIELD B.D., 1994 Systematic evolution of morphological characters of the ophiostomatoid fungi. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 233.
- VOLK TJ., BURDSALL H.H.Jr. & BANIK M.T., 1994 Armillaria in the American Northwest. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 235.
- WALKER W.F. & DOOLITTLE W.F., 1982 Redividing the Basidiomycetes on the basis of 5S rRNA sequences. Nature 299: 723-724.
- WANG W.M. & ZANG M., 1994 Genera Termitomyces and Sinotermitomyces from China. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 236.
- WATLING R. & GREGORY N.M., 1993 Cortinariaceae p.p. British Fungus Flora 7: 131 pp.
- WELLS K., 1994 Jelly fungi, then and now! Mycologia 86 (1): 18-48.
- WHALLEY A.J.S. & EDWARDS R.L., 1994 Secondary metabolites and systematic arrangement within the Xylariaceae. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.: 241.
- WHITE T., BRUNS T.D., LEE S. & TAYLOR J.W., 1990 Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M. Innis, D. Gelfand, I. Sninsky & T. White (Eds.), PCR protocols: 315-322. (Academic Press, New York).
- WILEY E.O., 1981 Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. (John Wiley & Sons, New York).
- WOLTERS J. & ERDMAN V., 1988 Compilation of 5S rRNA and 5S rRNA gene sequences. Nucl. Acid Res. 16:
- WU M., CASSIDY J. & PUKKILA P., 1983 Polymorphism in DNA of Coprinus cinereus. Curr. Genet. 7: 385-392.
- WU Q.X. & MUELLER G.M., 1994 A preliminary study on Cantharellus and Craterellus of Costa Rica. 5th International Mycological Congress (IMC5) Abstr.; 246.
- ZHUANG W.Y. & KORF R.P., 1990 The taxonomy of inoperculate Discomycetes: our knowledge of the tropical elements, In: A. Reisinger & A. Bresinsky (Eds.), 4th International Mycological Congress (IMC4) Abstr.: 64.